

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2018.02.003

# 植物凋落物影响土壤有机质分解的研究进展

余涵霞<sup>1</sup>, 王家宜<sup>1</sup>, 万方浩<sup>2</sup>, 周小燕<sup>1</sup>, 蔡敏玲<sup>1</sup>, 欧巧菁<sup>1</sup>, 李伟华<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>广东省高等学校生态与环境科学重点实验室, 广东省植物发育生物工程重点实验室, 华南师范大学生命科学学院, 广东 广州 510631; <sup>2</sup>中国农业科学院深圳农业基因组研究所, 广东 深圳 518120

**摘要:** 植物凋落物是土壤动物和土壤微生物的主要生命物质和能量来源, 其类型、组成以及物理化学等性质直接决定了土壤有机质的品质。对植物凋落物的类型、品质、物理性质、层效应和激发效应以及根际碳沉积与土壤有机质分解的关系进行了总结, 可为研究植物凋落物对土壤有机质的影响提供理论参考, 指出要在全球变暖背景下进一步加强凋落物分解过程中土壤微生物和酶活性变化的研究。

**关键词:** 植物凋落物; 土壤有机质分解; 层效应; 激发效应; 根际碳沉积

## Research progress on effects of plant litter on the decomposition of soil organic matter

YU Hanxia<sup>1</sup>, WANG Jiayi<sup>1</sup>, WAN Fanghao<sup>2</sup>, ZHOU Xiaoyan<sup>1</sup>, CAI Minling<sup>1</sup>, OU Qiaojing<sup>1</sup>, LI Weihua<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Ecology and Environmental Science in Guangdong Higher Education, Guangdong Provincial Key Laboratory of Biotechnology for Plant Development, School of Life Science, South China Normal University, Guangzhou, Guangdong 510631, China; <sup>2</sup>Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen, Guangdong 518120, China

**Abstract:** Plant litter is the main organic material and energy source for soil fauna and microorganisms. Litter types, composition, and physico-chemical properties influence the quality of soil organic matter. In this review, we examined the relationship between the types, quality, physical properties, layer effects, priming effects, carbon deposition in the rhizosphere of plant litter and the decomposition of soil organic matter. This review provides a theoretical basis for the study of the effects of plant litter on soil organic matter. We suggest that the effects of plant litter decomposition on the soil micro-organisms and enzyme activities need to be further explored in the context of global warming.

**Key words:** plant litter; decomposition of soil organic matter; priming effect; priming effect; rhizosphere carbon deposition

土壤有机质是指土壤中含碳的有机化合物, 其来源可以分为 4 个方面: 一是植物残体, 如各类植物的凋落物, 死亡植物体及根系等, 这是在自然状态下土壤有机质的主要来源; 二是动物、微生物残体; 三是排泄物和分泌物; 四是废水、废渣, 如各种有机肥料等 (张金平, 2016)。植物凋落物是自然界植物在生长发育过程中, 由植物地上部分产生并归还到地面, 用以维持生态系统功能稳定的全部有机质的总称 (王凤友, 1989; 吴承祯等, 2000; Berg &

Mcclaugherty, 2008)。植物凋落物作为土壤有机质的重要来源之一, 其类型、组成及物理化学等性质直接决定了土壤有机质的品质, 从而决定了土壤有机质在土壤中的分解行为; 同时, 植物凋落物还是土壤动物和土壤微生物的主要生命物质和能量来源。凋落物分解是指植物凋落物经过代谢、降解变成简单的有机物或无机物的过程, 是促进生态系统养分循环及能量流动的重要环节 (刘红梅等, 2015; Berg & Mcclaugherty, 2008)。因此, 植物凋落物可

收稿日期 (Received): 2017-10-19 接受日期 (Accepted): 2017-11-23

基金项目: 广东省自然科学基金 (2016A030313424); 深圳市大鹏新区产业发展专项 (KY20150204)

作者简介: 余涵霞, 女, 硕士研究生。研究方向: 植物入侵与土壤生态学

\* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: whli@senu.edu.cn

以通过改变土壤微生物的活性、数量及组成来间接地影响土壤有机质的分解,例如凋落物的激发效应和根际碳淀积。

## 1 植物凋落物类型

植物凋落物通常有叶凋落物、花果凋落物、根凋落物、皮凋落物、枝凋落物等类型。其中,叶凋落物、花果凋落物、细根凋落物的主要成分是蛋白质、氨基酸、单糖等一些可溶性有机化合物,来源于这些凋落物类型的土壤有机质易被微生物分解;而枝凋落物、粗根等木组织凋落物主要由木质素、纤维素、多酚类等难分解的有机成分所构成,其相应的土壤有机质较难被微生物分解。

## 2 植物凋落物的物理性质对其分解率的影响

凋落物的分解与比叶面积(specific leaf area, SLA)存在关联。研究表明,较高比叶面积的植物物种,其叶凋落物的分解速率较快(Cornelissen *et al.*, 1999; Gurvich *et al.*, 2003)。Wardle *et al.* (1998)通过多重回归分析得出,植物种类在很大程度上决定了凋落物的分解速率。由此说明植物种类有替代凋落物品质指标的潜力,而比叶面积很有可能成为衡量凋落物品质的一个重要指标。

此外,凋落物的分解速率还与叶坚韧度有关。Cornelissen & Thompson(1997)通过对38种草本植物的研究显示,叶坚韧度与凋落物的分解速率之间存在显著的相关关系,即叶坚韧度越大,凋落物分解越慢。Cornelissen *et al.* (1999)通过凋落物分解实验对英国的72种植物和阿根廷的48种植物进行了研究,得出相似的结果。叶坚韧度与许多因素有关,其中纤维素和木质素含量是主要的贡献者(Wright & Illius, 1995)。但也有许多证据表明,植物细胞壁中硅的含量也是影响叶坚韧度的重要因素(Cornelissen & Thompson, 1997)。

## 3 植物凋落物品质对土壤有机质分解的影响

大量研究已经证实,土壤有机质分解速率与凋落物品质密切相关(Agren *et al.*, 1996; Day *et al.*, 2015; Feng *et al.*, 1999; Fernandez *et al.*, 2003; Poage & Feng, 2004)。凋落物品质(quality of the litter)通常也称为凋落物的化学性质或基质质量(Swift *et al.*, 1979),可用于表征凋落物的相对可分

解性;同时,凋落物品质可能决定了不同的分解模式(Gergócs & Hufnagel, 2016)。凋落物品质高低主要依赖于凋落物的易分解组分(蛋白质、氨基酸、类脂物、低糖类等水溶性化合物)与难分解组分(木质素、纤维素、半纤维素、多酚类化合物等)的相对比例。凋落物的易分解组分主要是代谢物质,而难分解组分则是构成结构组织的主要物质(Vitousek & Howarth, 1994)。目前有一系列的指标可用来衡量凋落物品质,其中常用的指标有氮含量、磷含量、木质素含量、C/N值、木质素/N值等(Garten *et al.*, 2000; Luo & Zhou, 2006; Melillo *et al.*, 1989)。在土壤有机质或凋落物分解的不同阶段,其分解的难易程度是由不同的有机质品质来控制或指示的。Taylor *et al.* (1989)和Patoine *et al.* (2017)的研究表明,在有机质分解初期,氮浓度是控制分解速率的最重要因素,而在分解后期,木质素含量或木质素/N值则成为主要因素。

### 3.1 氮、磷对土壤有机质的影响

氮是生物有机体的重要元素之一,它在控制微生物生物量的增长和微生物矿化有机质方面具有重要作用。其中,土壤速效氮的含量通常被认为是控制土壤有机质分解的最关键因子。凋落物的氮通常短缺,其浓度通常为0.1%~5%,相应的C/N值为20~500(Heal *et al.*, 1997)。研究表明,高氮凋落物比低氮凋落物的分解速率快(Flanagan & Van Cleve, 1983)。因此,凋落物在分解过程中会发生氮固持,进而导致剩余凋落物中的氮浓度增加。当剩余凋落物的C/N值>25时就会发生氮固持,而当C/N值<25时氮开始矿化,释放速率随之加快(Brady & Weil, 2002)。

与氮不同,土壤磷来源于岩石风化。每个生态系统发生时都有一个固定磷储量。在生态系统发育过程中,磷不断流失且不能轻易得到补充(林成芳等, 2017)。这导致年龄较大的土壤中磷的总量和生物有效性都较低,从而对生态系统净初级生产力(NPP)、凋落物分解等其他生态学过程产生了深刻的影响(Crews *et al.*, 1995; Vitousek & Howarth, 1991)。入侵植物的凋落物分解需要富集磷(DeForest *et al.*, 2012; Lin *et al.*, 2011; McGroddy *et al.*, 2004; Swift *et al.*, 1979),说明新鲜凋落物中的磷养

分不足以维持分解者的生长。而凋落物分解速率常与磷及其相联系的凋落物质量显著相关,表明凋落物分解可能受磷限制。

### 3.2 木质素对土壤有机质的影响

木质素是在维管植物的细胞壁中形成的,首先通过氧化偶联几种相关的苯基丙酸类前体物:松柏醇(coniferyl alcohol)、芥子酸(sinapyl alcohol)和对羟基苯丙烯醇(p-hydroxycinnamyl alcohol)(Hammel, 1997),然后细胞壁中的过氧化氢酶氧化这些前体物,产生木质素单体,最后聚合形成多种构型的木质素(Higuchi, 1990)。在土壤中降解木质素的主要微生物是好氧丝状真菌,其中担子菌的分解速率最快(Kirk & Farrell, 1987)。在自然产生的所有有机物中,木质素几乎是最难被分解的,这主要与以下原因有关:一是参与木质素降解的微生物种类较少,主要是真菌(de Boer *et al.*, 2005),且木质素不溶于水的特点限制了它被微生物分解利用,因此木质素的分解过程十分缓慢(Dighton, 1997);二是木质素常与其他高分子化合物(如纤维素、半纤维素等)通过多种键以共价键的形式聚合成分子量更高的聚合物(Jeffries, 1990),从而导致木质素更难被微生物分解。由此可见,土壤有机质或凋落物中的木质素浓度是预测有机质分解速率的理想指标(He *et al.*, 2016; Van Vuuren *et al.*, 1993; Yan *et al.*, 2018)。

### 4 植物凋落物的层效应

在生态系统的形态结构中,植物的凋落物层位于乔木层、灌木层与草本层之下的地被层。凋落物层可通过物理、化学及生物效应对土壤环境造成影响,从而对土壤有机质的分解产生间接或直接影响。由于凋落物层能够拦截太阳辐射和绝热土壤,因此,凋落物层能够改变土壤温度。凋落物对土壤温度的效应与凋落物量、凋落物类型有关(Sydes & Grime, 1981)。研究表明,在陆地森林和弃耕地生态系统中,凋落物层都显著降低了土壤温度(Facelli & Pickett, 1991; Sydes & Grime, 1981),从而减少了植物根部和土壤微生物的活动,进而降低了土壤有机质的分解速率。

除了通过改变土壤温度,凋落物层还能借助自身的持水能力来影响土壤有机质的分解速率。凋

落物层具有很强的持水能力,凋落物量越大,其截雨量越多。一般凋落物层吸收的水量可达其本身干重的 2~3 倍,甚至 5 倍(Berg & McClaugherty, 2008)。凋落物层能够抑制土壤水分的蒸发,从而影响土壤水分的分布和动态,一定厚度的凋落物层可使土壤含水量经常保持在相对稳定的状态,这对土壤微生物的活动和群落分布非常有利。

### 5 植物凋落物的激发效应

目前,研究发现新鲜有机残体(包括植物凋落物、根系分泌以及人为的有机肥料等)的输入会促进或抑制土壤中原有有机质的分解(Guenet *et al.*, 2010; Hamer & Marschner, 2005; Paterson *et al.*, 2009; Rasmussen *et al.*, 2007)。这种现象最初是由 Löhnis(1926)在研究豆科植物作为绿肥在土壤中分解时发现的。但在随后的 20 年中,该现象的研究在科学界中几乎处于空白,直到 20 世纪四五十年代才开始再次受到人们的重视(Broadbent, 1947, 1956; Broadbent & Bartholomew, 1948),并把这种现象定义为激发效应(Bingemann *et al.*, 1953)。

激发效应分为 4 种类型:正激发效应、负激发效应、表观正激发效应与表观负激发效应(Kuzyakov *et al.*, 2000)。通常认为,激发效应产生的方向和强度与新输入有机质的组成(Dalenberg & Jager, 1989; Hamer & Marschner, 2005; Shen & Bartha, 1996)、数量(Asmar *et al.*, 1994; Jenkinson, 1997; Mary *et al.*, 1993; Shen & Bartha, 1997)、C/N(Hamer & Marschner, 2005; Kuzyakov & Bol, 2006)、土壤性质(Hamer & Marschner, 2005; Waldrop & Mary, 2004)以及土壤微生物(Bell *et al.*, 2003; Dalenberg & Jager, 1989)等有关。例如, Dalenberg & Jager(1989)认为氨基酸的输入能够促进土壤有机质的分解,即产生正激发效应,而葡萄糖、纤维素、秸秆等产生负激发效应,这可能是由于这些新输入的有机质在分解过程中产生的中间产物能够与土壤有机质产生黏合作用,从而降低了土壤有机质的分解。Jenkinson(1997)将新鲜有机质输入到标记有<sup>14</sup>C的土壤中,发现随着新鲜有机质输入量的增加,土壤释放含有<sup>14</sup>C标记的CO<sub>2</sub>的量也相应增加,这说明激发效应与新有机质输入量之间存在一定的关系。Hamer & Marschner(2005)发现,在高 C/N

值的土壤中产生的激发效应更为显著,表明新有机质的输入能够促进缺氮土壤有机质的分解。在森林生态系统中,微生物(如真菌和细菌)通过分解凋落物和土壤有机质,参与土壤碳循环;作为激发效应的介导者,微生物控制着激发效应的方向和强度,监测微生物生物量碳(MBC)变化动态,对于阐明凋落物—土壤系统激发效应的发生机理具有不可忽视的作用(王晓峰等,2013; Zhou *et al.*, 2010),如在高真菌/细菌比值的耕作土壤上,正激发效应表现得更为强烈(Bell *et al.*, 2003)。

## 6 植物凋落物的根际碳淀积

植物作为土壤有机碳的重要来源,其有机碳从植物体输入到土壤的途径主要有2种:一是植物凋落物(包括地上部分凋落物和死亡根)通过微生物的分解和腐殖化作用而累积到土壤有机质中;二是根际碳淀积,即植物根系通过根边缘细胞的脱落、粘液层粘液的分泌、根际可溶物的被动扩散和根表皮、皮层细胞的衰老等方式,将根部的有机化合物与无机化合物释放到周围土壤中(Whipps & Lynch, 1985)。因此,所有的根系分泌物组分均可视为根际碳淀积的来源。研究表明,根系分泌物的数量相当可观,一年生植物净初级生产力的30%~60%被分配到地下根部,其中40%~70%以有机碳的形式被释放到根际中(Lynch & Whipps, 1990)。从根系分泌物的总量来看,细胞脱落物约占根系分泌物总量的90%,分泌的黏液占2%~5%,可溶性物质占1%~10%;在低分子量可溶性物质中,糖类占65%,有机酸占33%,氨基酸占2%。由此可见,根分泌物中不溶性物质在数量上远大于可溶性物质(张福锁等,2009)。植物光合固定产物在地下部分的分配情况与土壤类型、植物种类以及生长阶段等密切相关。Kuzakov & Bol (2006)通过小麦、大麦与牧草的<sup>14</sup>C标记实验发现,约有20%~50%的净光合产物被转移到根部,其中根生物量约占50%,根际CO<sub>2</sub>约占30%,土壤残渣约占20%。

根际碳淀积是联系植物、土壤与微生物之间的桥梁,对植物—土壤系统的碳循环过程具有重要影响。根际碳淀积影响土壤中矿质元素的溶解、吸附和向根表的运输,同时为根际微生物提供了能源和碳源,维持旺盛的根际微生物代谢活动。由于根系

分泌物种类和数量的差异,在根际的空间分布上根际微生物呈现出显著的规律性。根分泌物对根际微生物群落的分布具有重要作用,间接影响了土壤微生物的呼吸。根系呼吸有很强的季节性变化,同位素示踪技术研究表明,根际呼吸占土壤总呼吸的19%~80%(Killham & Yeomans, 2001; Warembourg & Estelrich, 2000)。不同根分泌物的分配影响了根系呼吸的比例,进而影响了土壤呼吸。

## 7 总结与展望

土壤在生态系统养分循环、生物多样性以及水循环中具有重要意义(Paul, 2016)。在自然条件下,凋落物是土壤有机质的重要来源,对森林土壤尤为重要(Berg & McLaugherty, 2008)。它的类型、组成以及物理化学等性质直接决定了土壤有机质的品质,从而决定了土壤有机质在土壤中的分解行为,同时影响了土壤中微生物的活性、群落结构与生物多样性。

目前,植物凋落物对土壤有机质分解影响的研究还未到成熟阶段,主要存在以下问题:(1)在自然条件下,有机质分解是一个错综复杂的过程,目前单个因素的研究较为系统,但还未弄清凋落物对土壤有机质分解的主要限制性因子,后续研究可通过同时进行多个因素的回归分析,确定最主要的影响因素;(2)今后应着重通过室内人工受控的实验结合野外自然条件下的调查获取直接证据来证明植物凋落物对土壤有机质的影响;(3)应进一步加强研究植物凋落物分解过程中土壤微生物和酶活性变化的影响,如激发效应及层效应的形成机制等,特别是加强在全球大气CO<sub>2</sub>浓度增加、气温升高以及旱涝化逐渐加强背景下的研究。如Mao *et al.* (2018)研究了北方泥炭地的6个植物功能群,发现气候变暖将会导致木本植物的优势以及藓类植物的覆盖度下降,气候变暖和植物群落组成的相关变化可以协同加速植物北方泥炭地的凋落物分解。

## 参考文献

- 林成芳, 彭建勤, 洪慧滨, 2017. 氮、磷养分有效性对森林凋落物分解的影响研究进展. 生态学报, 37(1): 54-62.
- 刘红梅, 武爱兵, 崔立明, 马云波, 许中旗, 2015. 植物凋落物分解对土壤化学性质的影响. 河北林果研究, 30

- (3): 232–235.
- 王晓峰, 汪思龙, 张伟, 2013. 杉木凋落物对土壤有机碳分解及微生物生物量碳的影响. *应用生态学报*, 24(9): 2393–2398.
- 王凤友, 1989. 森林凋落量研究综述. *生态学进展* (2): 82–89.
- 吴承祯, 洪伟, 姜志林, 郑发辉, 2000. 我国森林凋落物研究进展. *江西农业大学学报*, 22(3): 405–410.
- 张福锁, 申建波, 冯固, 2009. 根际生态学. 北京: 中国农业大学出版社.
- 张金平, 2016. 话说土壤有机质. *农药市场信息*, 562(13): 67–68.
- AGREN G I, BOSATTA E, BALESIDENT J, 1996. Isotope discrimination during decomposition of organic matter, a theoretical analysis. *Soil Science Society of America Proceedings*, 60: 1121–1126.
- ASMAR F, EILAND F, NIELSEN N E, 1994. Effect of extracellular-enzyme activities on solubilization rate of soil organic nitrogen. *Biology and Fertility of Soils*, 17: 32–38.
- BELL J M, SMITH J L, BAILEY V L, BOLTON H, 2003. Priming effect and C storage in semi-arid no-till spring crop rotations. *Biology and Fertility of Soils*, 37: 237–244.
- BERG B, MCCLAUGHERTY C, 2008. *Plant litter*. Berlin: Springer.
- BINGEMANN C W, VARNER J E, MARTIN W P, 1953. The effect of the addition of organic materials on the decomposition of an organic soil. *Soil Science Society of America Proceedings*, 17: 34–38.
- BRADY N C, WEIL R R, 2002. The nature and properties of soils. *Journal of Range Management*, 5: 333–335.
- BROADBENT F E, 1947. Nitrogen release and carbon loss from soil organic matter during decomposition of added plant residues. *Soil Science Society of America Proceedings*, 12: 246–249.
- BROADBENT F E, 1956. Tracer investigations of plant residue decomposition in soil//*Proceedings of the Conference on Radioactive Isotopes in Agriculture: Conference of Radioactive Isotopes in Agriculture*. Washington: US Atomic Energy Commission: 371–380.
- BROADBENT F E, BARTHOLOMEW W V, 1948. The effect of quantity of plant material added to soil on its rate of decomposition. *Soil Science Society of America Proceedings*, 13: 271–274.
- CORNELISSEN J C, THOMPSON K, 1997. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist*, 135: 109–114.
- CORNELISSEN J H C, PEREZ-HARGUIDEGUY N, DIAS S, GRIME J P, MARZANO B, CABIDO M, VENDRAMINI F, CERABOLINI B, 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist*, 143: 191–200.
- CREWS T E, KITAYAMA K, FOWNES J H, 1995. Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. *Ecology*, 76: 1407–1424.
- DALENBERG J W, JAGER G, 1989. Priming effect of some organic additions to <sup>14</sup>C-labeled soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 21: 443–448.
- DAY T A, GUÉNON R, RUHLAND C T, 2015. Photodegradation of plant litter in the Sonoran Desert varies by litter type and age. *Soil Biology & Biochemistry*, 89: 109–122.
- DE BOER W, FOLMAN L B, SUMMERBELL R C, BODDY L, 2005. Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development. *Fems Microbiology Reviews*, 29: 795–811.
- DEFORREST J L, SMEMO K A, BURKE D J, ELLIOTT H L, BECKE, 2012. Soil microbial responses to elevated phosphorus and pH in acidic temperate deciduous forests. *Biogeochemistry*, 109: 189–202.
- DIGHTON J, 1997. Driven by nature: plant litter quality and decomposition. *Angewandte Chemie*, 47: 9989–9992.
- FACELLI J M, PICKETT S T A, 1991. Plant litter, light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology*, 72: 1024–1031.
- FENG X H, PETERSON J C, QUIDEAU S A, VIRGINIA R A, GRAHAM R C, SONDER L J, CHADWICK O A, 1999. Distribution, accumulation, and fluxes of soil carbon in four monoculture lysimeters at San Dimas Experimental Forest, California. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 63: 1319–1333.
- FERNANDEZ I, MAHIEU N, CADISCH G, 2003. Carbon isotope fractionation during decomposition of plant materials of different quality. *Global Biochemical Cycles*, 17: 1075–1085.
- FLANAGAN P W, VAN CLEVE K, 1983. Nutrient cycling in relation to decomposition and organic matter quality in taiga ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 13: 795–817.
- GARTEN C J, COOPER L W, POST W M, HANSON P J, 2000. Climate controls on forest soil C isotope ratios in the Southern Appalachian Mountains. *Ecology*, 81: 1108–1119.
- GERGÓCS V, HUFNAGEL L, 2016. The effect of microarthro-

- Pods on litter decomposition depends on litter quality. *European Journal of Soil Biology*, 75: 24–30.
- GUENET B, DANGER M, ABBADIE L, LACROIX G, 2010. Priming effect, bridging the gap between terrestrial and aquatic ecology. *Ecology*, 91: 2850–2861.
- GURVICH D E, EASDALE T A, PEREZ-HARGUIDEGUY N, 2003. Subtropical montane tree litter decomposition, links with secondary forest types and species' shade tolerance. *Austral Ecology*, 28: 666–673.
- HAMMEL K E, 1997. *Fungal degradation of lignin*. Wallingford: CAB International.
- HAMER U, MARSCHNER B, 2005. Priming effects in soils after combined and repeated substrate additions. *Geoderma*, 128: 38–51.
- HE Z M, YU Z P, HUANG Z Q, DAVIS D M, YANG Y S, 2016. Litter decomposition, residue chemistry and microbial community structure under two subtropical forest plantations: A reciprocal litter transplant study. *Applied Soil Ecology*, 101: 84–92.
- HEAL O W, ANDERSON J M, SWIFT M J, 1997. Plant litter quality and decomposition: an historical overview. *CAB International*, 180: 377–388.
- HIGUCHI T, 1990. Lignin biochemistry: biosynthesis and biodegradation. *Wood Science and Technology*, 24: 23–63.
- JEFFRIES T W, 1990. Biodegradation of lignin-carbohydrate complexes. *Biodegradation*, 1: 163–176.
- JENKINSON D S, 1997. Studies on the decomposition of plant material in soil. VI: the effect of rate of addition. *Journal of Soil Science*, 28: 417–423.
- LUO Y Q, ZHOU X H, 2006. Commercial systems and homemade chambers of soil respiration measurement // *Soil Respiration and the Environment-Appendix*. Elsevier academic press: 247–256.
- KILLHAM K, YEOMANS C, 2001. Rhizosphere carbon flow measurement and implications: from isotopes to reporter genes. *Plant and Soil*, 232: 91–96.
- KIRK T K, FARRELL R L, 1987. Enzymatic "combustion": the microbial degradation of lignin. *Annual Review of Microbiology*, 41: 464–505.
- KUZYAKOV Y, BOL R, 2006. Sources and mechanisms of priming effect induced in two grassland soils amended with slurry and sugar. *Soil Biology & Biochemistry*, 38: 747–758.
- KUZYAKOV Y, FRIEDEL J K, STAHR K, 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology & Biochemistry*, 32: 1485–1498.
- LIN C F, YANG Y S, GUO J F, CHEN G S, XIE J S, 2011. Fine root decomposition of evergreen broadleaved and coniferous tree species in mid-subtropical. *Plant and Soil*, 338: 311–327.
- LÖHNIS F, 1926. Nitrogen availability of green manures. *Soil Science*, 22: 253–290.
- LYNCH J M, WHIPPS J M, 1990. Substrate flow in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 129: 1–10.
- MAO R, ZHANG X H, SONG C C, WANG X W, PATRICK M, 2018. Finnegan plant functional group controls litter decomposition rate and its temperature sensitivity: an incubation experiment on letters from a boreal peatland in northeast china. *Science of the Total Environment*, 626: 678–683.
- MARY B, FRESNEAU C, MOREL J L, MARIOTTI A, 1993. C and N cycling during decomposition of root mucilage, roots and glucose in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 25: 1005–1014.
- MCGRODDY M E, SILVER W L, DE OLIVEIRA R C J, 2004. The effect of phosphorus availability on decomposition dynamics in a seasonal lowland Amazonian forest. *Ecosystems*, 7: 172–179.
- MELILLO J M, ABER J D, LINKINS A E, RICCA A, FRY B, NADELHOFFER K J, 1989. Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: Plant litter to soil organic matter. *Plant and Soil*, 115: 189–198.
- PATERSON E, MIDWOOD A J, MILLARD P, 2009. Through the eye of the needle: a review of isotope approaches to quantify microbial processes mediating soil carbon balance. *New Phytologist*, 184: 19–33.
- PATOINE G, THAKUR M P, FRIESE J, NOCKE C, H ÖNIG L, HAASE J, SCHERER-LORENZEN M, EISENHAUER N, 2017. Plant litter functional diversity effects on litter mass loss depend on the macro-detritivore community. *Pedobiologia*, 65: 29–42.
- PAUL E A, 2016. The nature and dynamics of soil organic matter: plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 98: 109–126.
- POAGE M A, FENG X H, 2004. A theoretical analysis of steady state  $\delta^{13}\text{C}$  profiles of soil organic matter. *Global Biogeochemical Cycles*, 18: 2016–2028.
- RASMUSSEN C, SOUTHARD R J, HORWATH W R, 2007. Soil mineralogy affects conifer forest soil carbon source utili-

- zation and microbial priming. *Soil Science Society of America Journal*, 71: 1141–1150.
- SHEN J, BARTHA R, 1996. The priming effect of substrate addition in soil-based biodegradation test. *Applied and Environmental Microbiology*, 62: 1428–1430.
- SHEN J, BARTHA R, 1997. Priming effect of glucose polymers in soil-based biodegradation tests. *Soil Biology & Biochemistry*, 29: 1195–1198.
- SWIFT M J, HEAL O W, ANDERSON J M, 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Berkley: University of California Press.
- SYDES C L, GRIME J P, 1981. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in the deciduous woodlands II. An experimental investigation. *Journal of Ecology*, 69: 249–262.
- TAYLOR B R, PARKINSON D, PARSONS W J F, 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, 70: 97–104.
- VAN VUUREN M M I, BERENDSE F, DE VISSER W, 1993. Species and site differences in the decomposition of litter and roots from wet heathlands. *Canadian Journal of Botany*, 71: 167–173.
- VITOUSEK P M, HOWARTH R W, 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 13: 87–115.
- WALDROP M, MARY K, 2004. Firestone microbial community utilization of recalcitrant and simple carbon compounds: impact of oak-woodland plant communities. *Oecologia*, 38: 275–284.
- WARDLE D, BARKER G M, BONNER K I, NICHOLSON K S, 1998. Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems. *Journal of Ecology*, 86: 405–420.
- WAREMBOURG F R, ESTELRICH H D, 2000. Towards a better understanding of carbon flow in the rhizosphere: a time dependent approach using carbon-14. *Biology and Fertility of Soils*, 30: 528–534.
- WHIPPS J M, LYNCH J M, 1985. Energy losses by the plant in rhizodeposition. *Annual Proceedings of the Phytochemical Society of Europe*, 26: 59–71.
- WRIGHT W, ILLIUS A W, 1995. A comparative study of the fracture properties of five grasses. *Functional Ecology*, 9: 269–278.
- YAN J F, WANG L, HU Y, TSANG Y F, ZHANG Y N, WUD J H, FU X H, SUNE Y, 2018. Plant litter composition selects different soil microbial structures and in turn drives different litter decomposition pattern and soil carbon sequestration capability. *Geoderma*, 319: 194–203.
- ZHOU X Q, WU H W, XU Z H, CHEN C R, 2010. Winter cover crops increase soil carbon and nitrogen cycling processes and microbial functional diversity // GIKES G J, PRAKONGKEP N. *Proceedings of the 19th world congress of soil science: soil solutions for a changing world, Brisbane, Australia*. International union of soil sciences (IUSS), c/o Institut für Bodenforschung, Universität für Bodenkultur: 47–50.

(责任编辑:郭莹)